



UNIVERSIDADE FEDERAL DA PARAÍBA
CENTRO DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS
CURSO DE BACHARELADO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

CAREM MEIRYANNY MARTINS NOBRE DO NASCIMENTO

EVOLUÇÃO CARIOTÍPICA DE SERPENTES REVISITADA

Areia – PB
2018

CAREM MEIRYANNY MARTINS NOBRE DO NASCIMENTO

EVOLUÇÃO CARIOTÍPICA DE SERPENTES REVISITADA

Trabalho de conclusão de curso
apresentada a Universidade Federal
da Paraíba como requisito parcial para
a obtenção do título de Bacharel em
Ciências Biológicas.

Orientador(a): Prof^a. Ana Emília Barros e Silva

Areia – PB
2018

Ficha Catalográfica Elaborada na Seção de Processos Técnicos da
Biblioteca Setorial do CCA, UFPB, campus II, Areia - PB

N244e Nascimento, Carem Meiryanny Martins Nobre do.
Evolução cariotípica de serpentes revisitada / Carem Meiryanny Martins Nobre do
Nascimento - Areia: UFPB/CCA, 2018.
43 f. : il.

Trabalho de conclusão de curso (Bacharel em Ciências Biológicas) - Centro de
Ciências Agrárias. Universidade Federal da Paraíba, Areia, 2018.

Bibliografia.

Orientadora: Ana Emília Barros e Silva.

1. Serpentes – Citogenética 2. Serpentes – Evolução cariotípica 3. Serpentes –
Evolução cromossômica I. Silva, Ana Emília Barros e (Orientadora) II. Título.

UFPB/CCA

CDU: 598.115

CAREM MEIRYANNY MARTINS NOBRE DO NASCIMENTO

EVOLUÇÃO CARIOTÍPICA DE SERPENTES REVISITADA

Trabalho de conclusão de curso
apresentada a Universidade Federal
da Paraíba como requisito parcial para
a obtenção do título de Bacharel em
Ciências Biológicas.

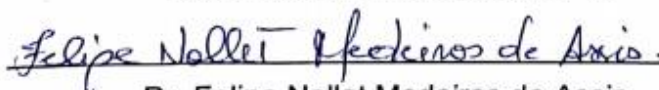
Aprovado em: 19 de dezembro de 2018.

BANCA EXAMINADORA



Profª. Ana Emilia Barros e Silva
Orientador – DCB/CCA/UFPB

Prof. Dr. David Holanda de Oliveira
Examinador – DCB/CCA/UFPB



Dr. Felipe Nollet Medeiros de Assis
Examinador – CCA/UFPB

À minha singular orientadora Ana,

Dedico.

AGRADECIMENTOS

À Deus, por toda sua graça e misericórdia. Até aqui sua mão me sustentou.

Aos meus pais, Meire Nobre e Tertuliano Ricardo, por todo apoio emocional e principalmente financeiro. Mas em especial, à minha mãe, por me ajudar nos momentos de apertos e de angústia.

À minha singular orientadora Ana Emília, que além de toda orientação, foi amiga e conselheira. Por sempre me compreender e por sempre ter me ajudado com suas palavras dóceis, mostrado o lado bom de qualquer lado ruim da vida. Por toda paciência, por nunca ter desistido de mim e por me explicar cada dúvida incessantemente até que eu à compreendesse. Minha sincera gratidão, admiração e respeito por você.

À minha Angel, que foi o motivo do meu sorriso. Por todo amor e companheirismo.

Ao meu quarto 21, onde passei meus primeiros quatro períodos. Ellen Cristiny e Hemmelly Moraes, obrigada por todas as noites em claro de estudo, de risadas e de choros. Vocês são bastante importantes para mim.

Aos meus amigos: Thayse Ferraz (por estar comigo em todos os momentos), Lucas Gouveia (por todas as brincadeiras e momentos risonhos), Harrison Luiz (por ser insuportável, mas amigo, e não medir esforços para me ajudar quando precisei), Jayene Brito (por toda ajuda e apoio), Thomas Ferraz (por todas as vezes que saímos para lanche e por todas as informações necessárias e principalmente desnecessárias), Matheus Lagares (por ser companheiro de Jay e pelos momentos em equipe), Cláudio Montenegro (por ser orgulho para mim e por acreditar no meu

potencial), Carlos Rodrigues (meu “*Carlitos cara de palitos*”, por existir em minha vida). Vocês, sem dúvidas, foram indispensáveis.

À todos os professores por terem me ensinado, ouvido e dividido conhecimentos. Mas em especial ao professor David Holanda, por não apenas ser um professor, mas ter todo mérito para ser chamado assim. Por ser exemplo, amigo, orientador, “*fantástico*”!

Aos meus “*parceiros da herpeto*” e aos “*pupilos de Ana*”, por toda a troca de conhecimento científico, companheirismo em campo e em laboratório. Vocês foram partes essenciais da minha formação.

Ao Laboratório de Zoologia dos Vertebrados, na presença do professor Helder Farias e ao Laboratório de Citogenética Vegetal por terem me acolhido nos momentos que precisei.

À todos que a universidade me trouxe, que estiveram do meu lado de forma direta ou indireta. E a todos aqueles, que mesmo distante me apoiaram, me deram força, disseram que eu seria capaz. Que passaram horas em ligações para me ouvir chorar ou me fazer sorrir, minha sincera gratidão.

Não poderia esquecer de agradecer a Josilene (por ter me ouvido durante mais de um ano, por não me jogar e principalmente me encaminhar na direção correta) e a Coordenação do meu querido curso (que se fez presente em todos os momentos devido).

Gratidão por todos vocês existirem.

“No entanto, ninguém é digno de contribuir para a ciência se não usar suas dores e insônias nesse processo. Não há céu sem tempestade. Risos e lágrimas, sucessos e fracassos, aplausos e vaias fazem parte do currículo de cada ser humano, em especial daqueles que são apaixonados por produzir novas ideias.”

Augusto Cury

SUMÁRIO

RESUMO.....	10
ABSTRACT.....	11
1. INTRODUÇÃO	12
2. VARIAÇÃO CROMOSSÔMICA NUMÉRICA E EVOLUÇÃO CARIOTÍPICA	14
3. DISTRIBUIÇÃO DA HETEROCROMATINA, DNA RIBOSSOMAL E SEQUÊNCIAS TELOMÉRICAS.....	17
4. CROMOSSOMOS SEXUAIS.....	19
5. CONSIDERAÇÕES FINAIS	21
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	23
LEGENDAS DE FIGURAS	30
TABELAS	31
FIGURAS	44

RESUMO

As análises citogenéticas têm se mostrado uma valiosa ferramenta para caracterização, mecanismos evolutivos e relações filogenéticas em várias espécies. A maioria dos trabalhos de citogenética em serpentes estão restritos a análises do número e morfologia cromossômica. Apesar disso, a caracterização cromossômica, principalmente quando são utilizadas as análises da heterocromatina e/ou localização cromossômicas de sequências específicas, como as de DNAr e as teloméricas, tem contribuído de forma significativa para os estudos da sistemática e filogenia em diversos grupos de serpentes. Este trabalho teve como objetivo realizar uma revisão de literatura dos estudos de citogenética de serpentes, visando fornecer subsídios para uma melhor compreensão sobre o tema. As serpentes apresentam um cariótipo bimodal, com presença de macrocromossomos e microcromossomos. O número diploide dentro do grupo varia de $2n=24$ à $2n=50$, onde $2n=36$ é considerado o cariótipo comum e se encontra presente na maioria das espécies. Apesar de ser considerado conservado, em relação ao número diploide, o cariótipo das serpentes vem mostrando diferenciação quanto ao padrão de distribuição de bandas e sequências específicas como de DNAr e regiões teloméricas. O principal mecanismo de evolução cromossômica dentro do grupo se dá por eventos envolvendo fusões e fissões cêntricas. O padrão de distribuição de heterocromatina tem se mostrado importante marcador citotaxonômico dentro das famílias. A diferenciação dos cromossomos sexuais, do tipo ZZ/ZW ou múltiplos, acontecem em espécies mais derivadas onde há poucos ou nenhum caso de heteromorfismo em linhas mais basais.

Palavras-chave: Cromossomo, Evolução cromossômica, Rearranjos cromossômico.

ABSTRACT

Karyotype evolution of snakes revisited.

Cytogenetic analyzes have proved been valuable tool for characterization, evolutionary mechanisms and phylogenetic relationships in several species. Most of cytogenetic studies on snakes are restricted to analyzes of chromosome number and morphology. Despite this, a chromosomal characterization, is important for heterochromatin analysis and / or chromosomal location of specific sequences, such as DNA and telomeric and has contributed significantly to the studies of systematics and phylogeny in various groups of snakes. This work aimed to perform a literature review of the cytogenetics studies of snakes, aiming to provide subsets for a better understanding of the theme. The snakes present a bimodal karyotype, with presence of macrochromosomes and microchromosomes. The diploid number within the group ranges from $2n = 24$ to $2n = 50$, where $2n = 36$ is considered the common karyotype and is present in most species. Despite being considered conserved in relation to the diploid number, the snakes karyotype has shown the difference in the pattern of distribution of bands and specific sequences as the DNA_r and telomeric regions. The main mechanism of chromosome evolution within the group is given by events involving centric fusions and fissions. The pattern of heterochromatin distribution has been shown to be an important cytotaxonomic marker within families. The differentiation of ZZ / ZW or multiple sex chromosomes occurs in more derived species where there are few or no cases of heteromorphism in basal lines.

Key words: Chromosome, Chromosome evolution, Chromosomal rearrangements.

1. INTRODUÇÃO

Em diferentes grupos de animais e plantas as análises citogenéticas têm se mostrado uma valiosa ferramenta, não somente para a caracterização de espécies, mas também para o entendimento dos mecanismos de evolução e das relações taxonômicas, principalmente quando as características morfológicas externas não se mostram eficientes para resolver problemas taxonômicos e sistemáticos. Além disso, as análises citogenéticas, associadas a dados moleculares, bioquímicos e morfológicos tem auxiliado no entendimento das relações filogenéticas em diversos grupos, tanto de animais quanto em vegetais (Singh, 1972; Guerra, 1988; Viana, 2016;).

Os parâmetros citogenéticos preliminares mais utilizados para caracterização de espécies é a análise de número, morfologia e tamanho cromossômico. Uma ferramenta que trouxe um grande avanço na caracterização cromossômica foi a de diferenciação da heterocromatina nos cromossomos metafásicos. As várias técnicas empregadas para esse fim permitem distinguir setores cromossômicos que possuem DNA altamente repetitivo. Esses setores aparecem na forma de "bandas" diferencialmente coradas, os quais atribuem ao cromossomo novos parâmetros para sua descrição, tais como a posição da banda, o tamanho da banda, etc. Além disso, localização cromossômica de sequências específicas, como as de DNA ribossomais (DNAr) e as sêquencias de DNA telomérico, impulsionaram os estudos relacionados com a caracterização das espécies e a compreensão dos mecanismos de evolução cromossômica em diferentes táxons.

A subordem Serpente (ordem Squamata) é composta por mais de 3000 espécies distribuídas em 24 famílias (Pyron *et al.*, 2013). Seus representantes estão

distribuídos ao longo de quase todo o mundo, com exceção dos polos e algumas ilhas, devido à dependência da temperatura na termorregulação. Além disso, ocupam uma grande variedade de habitats, incluindo ambientes terrestres, subterrâneos, arbóreos, águas continentais e oceânicas, sofrendo grande variação adaptativa. A origem das Serpentes é relativamente recente, uma vez que o grupo surgiu provavelmente no Cretáceo, derivadas de lagartos fossoriais que tiveram alongamento do corpo e redução das patas (Silva, 2014).

A maioria dos trabalhos de citogenética em serpentes estão restritos a análises do número e morfologia cromossômica (Beçak *et al.*, 1962; Beçak *et al.*, 1963; Beçak *et al.*, 1964; Beçak, 1965; Beçak e Beçak, 1969; Beker *et al.*, 1971; Beker *et al.*, 1972; Singh, 1972; Gutiérrez e Bolaños, 1979; Gutiérrez e Bolaños, 1981; Gutiérrez *et al.*, 1984; Gutiérrez *et al.*, 1988; Luykx *et al.*, 1992; Parkash e Kour, 2005; Serafim *et al.*, 2007); análises utilizando outros parâmetros ainda são escassas. Apesar disso, a caracterização cromossômica, principalmente análises da heterocromatina e/ou localização cromossômicas de sequências específicas, como as de DNAr e as teloméricas, tem contribuído de forma significativa para os estudos da sistemática e filogenia em diversos grupos de serpentes (Aprea *et al.*, 2006; Viana *et al.*, 2016). Este trabalho teve como objetivo realizar uma revisão de literatura dos estudos de citogenética de serpentes, visando fornecer subsídios para uma melhor compreensão sobre o tema.

2. VARIAÇÃO CROMOSSÔMICA NUMÉRICA E EVOLUÇÃO CARIOTÍPICA

De uma forma geral, a grande maioria das espécies de serpentes apresentam um cariótipo bimodal, formado por macrocromossomos (M) e microcromossomos (m), assim como encontrado em aves e outros répteis (Beçak *et al.*, 1964; Beçak e Beçak, 1981; Olmo, 2008). Em apenas um número pequeno de espécies investigadas observou-se uma variação gradual do tamanho dos cromossomos, como por exemplo em *Thamnophis radix* e *Liophis miliaris* (Beçak e Beçak, 1969; Baker *et al.*, 1972). O número cromossômico varia entre $2n=24$ em *Hydrodynastes gigas* e *H. bicinctus* até $2n=50$ em *Pseudoboa nigra*, *Boiruna maculata* e *Rhachidelus brazili* (Beçak *et al.*, 1964; Beçak, 1965; Beçak e Beçak, 1969; Trinco e Smith, 1971; Singh, 1972; Beçak *et al.*, 1975; Carvalho *et al.*, 2013). Oguiura *et al.* (2009) mencionam dados inéditos do gênero *Apostolepis* que teria espécies com número diploide $2n=56$ cromossomos ou superior.

Apesar da variação cromossômica citada acima, o cariótipo das serpentes é considerado relativamente conservado em relação ao número cromossômico. Em quase todas das 11 famílias analisadas observa-se a presença de espécies com $2n=36$ (16 M + 20 m) (ver tabela1). Esse é o cariótipo predominante, por exemplo, em Boidea, uma família considerada como basal dentro das serpentes (Viana, 2015). Desta forma, existe um consenso entre diversos autores que o cariótipo $2n=36$, formado por 16 macrocromossomos e 20 microcromossomos, seja uma condição ancestral, ou seja, um caráter plesiomórfico para o grupo (Baker *et al.*, 1971; Trinco e Smith, 1971; Singh, 1972; Carvalho *et al.*, 2013).

Atualmente acredita-se que ao longo da evolução ocorreram vários rearranjos cromossômicos que levaram a diversificação cariotípica em diferentes táxons. Em

muitos casos, o aumento ou diminuição do número cromossômico em relação ao possível cariótipo ancestral está associado a eventos de fissões e fusões cêntricas, respectivamente (Singh, 1972; Gutiérrez e Bolaños, 1981; Mezzasalma *et al.*, 2014). O aumento no número cromossômico devido a fissões cêntricas é melhor evidenciado quando os macrocromossomos estão envolvidos no processo e as alterações na morfologia dos cromossomos podem ser melhor observadas. Neste ponto, vale a pena ressaltar que no cariótipo considerado como ancestral para as serpentes ($2n=36$, $16M + 20m$), todos os macrocromossomos eram biarmados, ou seja, metacêntricos ou submetacêntricos. A presença de macrocromossomos uniarmados (telocêntricos a acrocêntricos) é considerada uma condição derivada (ver por exemplo, Mezzasalma *et al.*, 2014).

A maioria das espécies com o cariótipo descrito da família Viperidae apresentam $2n=36$ ($16M + 20m$), com exceção para o gênero *Vipera* que apresenta $2n=42$ ($22M + 20m$) (Beker *et al.*, 1971; Aprea *et al.*, 2006). O número de microcromossomos nas espécies de *Vipera* mostrou-se constante quando comparadas as outras espécies da família, contudo, apresentou seis macrocromossomos acima do número diploide comum, sugerindo que neste caso o número cromossômico $2n=42$ tenha surgido por eventos de fissão cêntrica envolvendo três pares de cromossomos biarmados.

A redução no número cromossômico está muito vezes associada a eventos de translocações não recíprocas entre micro e macrocromossomos (Singh, 1972; Parkash e Kour, 2005). Entre as famílias de serpentes, Colubridae é a que apresenta o maior grau de variação de número cromossômico entre as espécies ($2n=24$ à $2n=50$) (Ver Tabela 1). As espécies consideradas mais derivadas apresentam números cromossômicos mais reduzidos. Essa redução está principalmente associada à diminuição de microcromossomos do que de macrocromossomos. Esses dados

associados ao fato que a diminuição no número cromossômico não acarretou em uma perda considerável de material genético, visto que a quantidade média de DNA entre as espécies se manteve constante (cerca de 2.21 picogramas), sugeriram que eventos de fusões robertsonianas entre macrocromossomos e microcromossomos foram responsáveis pela redução no número diploide durante a evolução das serpentes (Beçak e Beçak, 1969; Gutiérrez e Bolaños, 1979; Olmo, 2008; Mezzasalma *et al.*, 2016)

Em Elapidae e em alguns gêneros de Colubridae, a capacidade de dispersão geográfica das espécies vem acompanhada da mudança no cariótipo (Oguiura *et al.*, 2009; Silva, 2014). No gênero *Micrurus* (Elapidae), por exemplo, o número diploide de cromossomos varia consideravelmente ($2n=26$ a $2n=42$). Para esse gênero foi sugerido que a partir de um cariótipo ancestral com $2n=36$ as espécies, dependendo da distribuição geográfica, poderiam ter seguido dois padrões de evolução cariotípica distintos. As espécies da América Central reduziram o número cromossômico por eventos de fusões cromossômicas, enquanto nas espécies da América do Sul ocorreu um aumento no número diploide por meio de eventos de fissões cromossômicas e inversões pericêntricas, ambos em macrocromossomos. O número cromossômico observado para as espécies da América Central varia entre $2n=26$ à $2n=34$ enquanto para espécies da América do Sul a variação observada é de $2n=38$ à $2n=42$ (Serafim *et al.*, 2007). Gutiérrez e Bolaños (1981) sugerem que rearranjos envolvendo microcromossomos são um recurso evolutivo no gênero, e que este seria um passo para especiação, o que abriria perspectivas para se entender as relações filogenéticas (Gutiérrez e Bolaños, 1979).

Mudanças nas diferenciações dos cariótipos podem aparecer em nível intergenérico e interespecífico dentro de subfamílias, como são os casos de

Pseudoxyrhophiinae e Xenodontinae, e de famílias, como Elapidae (Baker *et al.*, 1972; Gutiérrez e Bolaños, 1981; Parkash e Kour, 2005; Mezzasalma *et al.* 2014). As espécies da subfamília Pseudoxyrhophiinae (família Lamprophiidae) apresentam uma variação no conjunto diploide de $2n=34$ à $2n=46$. Mezzasalma *et al.* (2014) realizaram uma análise do padrão de distribuição da heterocromatina e das RONS em diversas espécies representantes do grupo, na tentativa de compreender os eventos cromossômicos que atuaram na evolução dessa subfamília. Eles observaram que de cinco a nove pares de macrocromossomos e 14 pares de microcromossomos estavam envolvidos nos processos que levaram diversificação das espécies. Com base nos resultados obtidos, a hipótese mais parcimoniosa surge que o cariótipo ancestral de Pseudoxyrhophiinae possuía $2n=48$ e teve origem a partir de seis eventos de fissões cromossômicas e uma inversão pericêntrica que ocorreram em uma linhagem ancestral de todas as serpentes. Em seguida, vários eventos independentes de translocações envolvendo macro e microcromossomos originaram a diversidade cariótipica observada para a subfamília (Ver figura 1).

3. DISTRIBUIÇÃO DA HETERO Cromatina, DNA RIBOSSOMAL E SEQUÊNCIAS TELOMÉRICAS

Uma fração considerável do genoma tanto de plantas e animais é formada por sequências de DNA repetitivo e podem estar distribuídas de forma dispersas ao longo dos cromossomos ou organizadas em tandem, em forma de blocos. Na maioria dos casos, estes blocos de sequências repetitivas são responsáveis pela diferenciação longitudinal cromossômicas em regiões denominadas de heterocromatina que se caracterizam por se manterem condensadas durante todo o ciclo celular e

praticamente não possuem informações gênicas (Guerra, 1988). Apesar de praticamente não possuem genes e terem sido considerada no passado como “lixo”, o padrão de distribuição de heterocromatina tem auxiliado na caracterização cariotípica das espécies no entendimento dos mecanismos de evolução cromossômica e das relações taxonômicas em diversos grupos (Hennig, 1999).

Em alguns gêneros em que as espécies apresentam cariótipos uniformes em relação ao número, morfologia cromossômica, as mesmas divergem quanto ao padrão de distribuição da heterocromatina e/ou número e a localização dos sítios de DNAr (Oguiura *et al*, 2009). Essas diferenças trazem um grande auxílio no entendimento dos mecanismos de evolução cromossômica e das relações filogenéticas entre as espécies (Camper e Hanks, 1995). Um exemplo claro dessa situação pode ser observado no grupo *Vipera aspis*. Esse grupo é taxonomicamente complicado e dependendo do sistema de classificação, seus representantes podem ser tratados como quatro espécies distintas ou como uma única espécie. A análise da heterocromatina em três representantes desse táxon mostraram que apesar de possuírem o mesmo número cromossômico eles diferiam quanto ao padrão de distribuição da heterocromatina, corroborando com a hipótese de se tratarem de espécies distintas (Aprea *et al.*, 2006)

Uma característica marcante das serpentes é que os blocos heterocromáticos estão preferencialmente localizados nas regiões centroméricas ou pericentroméricas dos cromossomos (Oguiura *et al.*, 2009). Apesar dessa estabilidade quanto a localização cromossômica, existe uma grande variabilidade da heterocromatina em relação ao número e tamanho dos blocos heterocromáticos (Viana *et al.*, 2016), o que pode constituir um bom marcador citotaxonômico. Em uma análise de três subespécies de *Boa constrictor*: *Boa constrictor constrictor*, *Boa constrictor amarali* e *Boa constrictor*

occidentalis, todas com $2n=36$ e onde o cariótipo não apresenta diferenças morfológicas significativas, foi sugerido que todas pudessem ser elevadas a categorias de espécies distintas, com base nas diferenças observadas entre as mesmas em relação ao padrão de distribuição cromossômica da heterocromatina e das sequências teloméricas intersticiais (STI). As regiões de STI podem auxiliar no entendimento do mecanismo evolutivo como sendo indicativos de rearranjos cromossômicos (Viana *et al.*, 2016).

As análises de coloração cromossômica com nitrato de prata em 21 espécies representantes das famílias Boidea, Colubridae e Viperidae revelaram que a presença de um sítio de DNAr 45S em par de microcromossomos é uma característica plesiomórfica para o grupo das serpentes como um todo (Camper e Hanks, 1995). Deste modo, a presença em *Typhlops brongersmianus* ($2n=34$, $16M+18m$) de um macrocromossomo portador do sítio de DNAr sugere que neste caso a redução do número cromossômico em relação ao cariótipo ancestral foi devido a um evento de translocação entre um macrocromossomo e o microcromossomo portador do sítio de DNAr (García e Hernando, 2007).

4. CROMOSSOMOS SEXUAIS

Os cromossomos sexuais nas serpentes do tipo ZZ/ZW apresentam vários estágios de diferenciação quanto a sua morfologia e estão presentes nas fêmeas da maioria das espécies cariotipadas (Tabela 1). Os cromossomos sexuais podem ser indistinguíveis (homomórficos), em estágio de diferenciação ou notavelmente distinguíveis (heteromórficos) e essas diferenças podem relatar o estado evolutivo das famílias. Nas espécies representantes das famílias mais basais, como Boidae e

Pythonidae os cromossomos sexuais são homomórficos, à exceção de *Corallus hortulanus*, registro de heteromorfismo em Boidae (Beçak e Beçak, 1969; Singh, 1972; Beçak e Beçak, 1981; Viana *et al.*, 2016). Nas famílias derivadas como Viperidae e Colubridae, vemos claramente o heteromorfismo. Os viperídeos do gênero *Bothrops* é um exemplo disso, onde todas as espécies estudadas mostraram cromossomos sexuais distinguíveis. Por outro lado, os colubrídeos apresentam, além do heteromorfismo, espécies com os cromossomos sexuais em estágio de diferenciação, assim como algumas espécies de elapídeos do gênero *Micrurus* (Beçak e Beçak, 1969; Trinco e Smith, 1971; Singh, 1972; Silva, 2014). Mas isso não quer dizer que nas famílias derivadas, o homomorfismo não pode acontecer, *Crotalus vipera* e *Naja naja* são espécies de famílias mais recente que não apresentaram diferenciação dos cromossomos sexuais (Singh, 1972; Aprea *et al.*, 2006).

O cromossomo Z normalmente é maior que o W, e podem corresponder de 10-12% do conjunto haploide, contudo há espécies onde estes aparecem do mesmo tamanho ou onde W é maior que o Z (Beçak *et al.*, 1975; Gutiérrez e Bolaños, 1979; Beçak e Beçak, 1981; Toriba, 1989; Matsubara *et al.*, 2006; Mezzasalma *et al.*, 2014; Silva, 2014). Quando se apresentam do mesmo tamanho, geralmente diferem na posição do centrômero ou até mesmo na quantidade de heterocromatina no W, que é um dos principais fatores de diferenciação entre os cromossomos sexuais. Na maioria das espécies o cromossomo Z é metacêntrico ou submetacêntrico e eucromático, enquanto o W é subteloentrico ou acrocêntrico heterocromático (Luykx *et al.*, 1975; Aprea *et al.*, 2006). Acredita-se que o heteromorfismo foi estabelecido por mudanças graduais no W, onde o Z se manteve ao longo dos anos e que isso teria ocorrido devido a uma inversão pericêntrica, reduzindo o crossing-over, que isolaria o W do Z e a partir daí o

W acumularia genes de determinação do sexo nas fêmeas (Beçak e Beçak, 1964; Beçak e Beçak, 1969; Aprea *et al.*, 2006).

O quarto par do conjunto de macrocromossomos era considerado como o par de determinação sexual, independente da família. Com o decorrer dos estudos, hoje sabe-se que esta posição pode variar até mesmo dentro das famílias (Beçak e Beçak, 1964; Mezzasalma *et al.*, 2014).

5. CONSIDERAÇÕES FINAIS

1. Inicialmente considerado conservado, o cariótipo das serpentes vêm mostrando variações em nível intergenérico e interespecífico, tanto na sua forma morfológica quanto no que diz respeito a distribuição no padrão de bandas heterocromáticas e sítios de DNAr, que servem de características úteis para diferenciação de algumas espécies. Quando combinado com outras análises, as características cariotípicas podem fornecer informações valiosas sobre a evolução das serpentes.
2. Os eventos de fissões e fusões cêntricas parecem ser o principal mecanismo na evolução cariotípica dentro do grupo das serpentes. Esses eventos parecem ter ocorrido de forma independente em diversas linhagens do grupo.
3. Além dos processos de fissão e fusão cêntrica, outros eventos atuaram e estão atuando na evolução cariotípica das serpentes, como as inversões pericêntricas e as translocações não recíprocas.

4. O cariótipo ancestral das serpentes provavelmente possui $2n=36$ (16M + 20m), onde todos os macrocromossomos eram biarmados.
5. O sistema de determinação sexual nas serpentes é do tipo ZZ/ZW ou múltiplos desses. A diferenciação dos cromossomos sexuais ocorreu de forma graduada. A condição ancestral é a não diferenciação dos cromossomos sexuais. O grau máximo de diferenciação dos cromossomos sexuais ocorreu por meio da diminuição do tamanho cromossômico e heterocromatização do cromossomo W.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- APREA, G.; GENTILLI, A.; ZUFFI, M. A. L.; ODIERNA, G. The karyology of *Vipera aspis*, *V. atra*, *V. hugyi*, and *Cerastes viper*. *Amphibia-Reptilia*, v. 27, p. 113-119. 2006.
- APREA, G.; ODIERNA, G.; ANDREONE, F.; GLAW, F.; VENCES, M. Unusual karyotype in the Malagasy colubrid snake *Mimophis mahfalensis*. *Amphibian-Reptilia*, v. 24, p. 215-219. 2003.
- BAKER, R. J.; BULL, J.J.; MENGDEN, G. A. Chromosomes of *Elaphe subocularis* (Reptilia: Serpentes), with the Description of an in vivo Technique for Preparation of Snake Chromosomes. *Separatum EXPERIENTIA*, v. 27, p. 1228-1229. 1971.
- BAKER, R. J.; MENGDEN, G. A.; BULL, J. J. Karyotypic Studies of Thirty-Eight Species of North American Snakes. *Copeia*, v.1972, n.2, p.257-265. 1972.
- BEÇAK, M. L. e BEÇAK, W. Behaviour of the ZW Sex Bivalent in the Snake *Bothrops jararaca*. *Chromosoma (Berl)*, v. 83, p. 289-293. 1981.
- BEÇAK, M. L.; BEÇAK, W.; CHEN, T. R.; SHOFFNER, N. Chromosome Atlas. Fish, Amphibians, Reptiles, and Birds. Springer, v. 3, p. R31-R38. 1975.
- BEÇAK, W. Constituição cromossômica e mecanismo de determinação do sexo em ofídios sul-americanos. I. Aspectos Cariotípicos. *Memórias do Instituto Butantan*, v. 32, p. 37-78. 1965.
- BEÇAK, W. e BEÇAK, M. L. Cytotaxonomy and chromosomal evolution in Serpentes. *Cytogenetics*, v. 8, p. 247-262. 1969.

BEÇAK, W.; BEÇAK, M. L.; NAZARETH, H. R. S. Chromosomes of Snakes in Short Term Cultures of Leucocytes. *The American Naturalist*, v. 97, n. 895, p. 253-256. 1963.

BEÇAK, W.; BEÇAK, M. L.; NAZARETH, H. R. S. Karyotypic Studies of two species of South American Snakes (*Boa constrictor amarali* and *Bothrops jararaca*). *Cytogenetics*, v. 1, p. 305-313. 1962.

BEÇAK, W.; BEÇAK, M. L.; NAZARETH, H. R. S.; OHNO, S. Close karyological kinship between the reptilian suborder serpentes and the class aves. *Chromosoma (Berl)*, v. 15, p. 606-617. 1964.

CAMPER, J. D. e HANKS, B. G. Variation in the Nucleolus Organizer Region among New World Snakes. *Journal of Herpetology*, v. 29, n. 3, p. 468-471. 1995.

CARVALHO, V. T.; FRAGA, R.; ELER, E. S.; KAWASHITA-RIBEIRO, R. A.; FELDBERG, E.; VOGT, R. C.; CARVALHO, M. A.; NORONHA, J. C.; CONDRATI, L. H.; BITTENCOURT, S. Toad-headed Pitviper *Bothrocophias hyoprora* (Amaral, 1935) (Serpentes, Viperidae): New Records of Geographic Range in Brazil, Hemipenial Morphology and Chromosomal Characterization. *Herpetological Review*, v. 44, n. 3, p. 410-414. 2013.

FALCIONE, C.; HERNANDO, A.; BARRASSO, D. A.; PIETRO, D. O. D. Karyotypes of four species of Xenodontini snakes (Serpentes) and implications for taxonomy. *Contributions to Zoology*, v. 85, n. 3, p. 265-273. 2016.

GARCÍA, J. A. R. e HERNANDO, A. Standard karyotype and nucleolus organizer region of Neotropical blindsnake *Typhlops brongersmianus* (Serpentes: Typhlopidae). *Acta Herpetologica*, v. 2, n. 2, p. 117-120. 2007.

GUERRA, M. S. Introdução à citogenética geral. Guanabara Koogan: Rio de Janeiro, 1988.

GUTIÉRREZ, J. M. e BOLAÑOS, R. Cariotipos de las principales serpientes coral (Elapidae: *Micrurus*) de Costa Rica. Revista de Biología Tropical, v. 27, n. 1, p. 57-73. 1979.

GUTIÉRREZ, J. M. e BOLAÑOS, R. Polimorfismo cromosómico intraespecífico en la serpiente de coral *Micrurus nigrocinctus* (Ophidia:Elapidae). Revista de Biología Tropical, v. 29, n. 1, p. 115-122. 1981.

GUTIÉRREZ, J. M.; SOLÓRZANO, A.; CERDAS, L. Estudios cariológicos de cinco especies de serpientes costarricenses de la familia Colubridae. Revista de Biología Tropical, v. 32, n. 2, p. 263-267. 1984.

GUTIÉRREZ, J. M.; SOLÓRZANO, A.; CERDAS, L.; VANNINI, J. P. Karyotypes of Five Species of Coral Snakes (*Micrurus*). Journal of Herpetology, v. 22, n. 1, p.109-112. 1988.

HENNIG, W. Heterochromatin. Chromosoma, v. 108, n. 1, p. 1-9.1999.

LUYKX, P.; SLOWINSKI, J. B.; MCCRANIE, J. R. The karyotype of the coral snake *Micrurus ruatanu*. Amphibian-Reptilia, v. 13, p. 289-292. 1992.

MATSUBARA, K.; TARUI, H.; TORIBA, M.; YAMADA, K.; NISHIDA-UMEHARA, C.; AGATA, K.; MATSUDA, Y. Evidence for different origin of sex chromosomes in snakes, birds, and mammals and step-wise differentiation of snake sex chromosomes. PNAS, v. 103, n. 48, p. 18190-18195. 2006.

MEZZASALMA, M.; ANDREONE, F.; BRANCH, W. R.; GLAW, F.; GUARINO, F. M.; NAGY, Z. T.; ODIERNA, G.; APREA, G. Chromosome evolution in pseudoxyrhophiine snakes from Madagascar: a wide range of karyotypic variability. *Biological Journal Of the Linnean Society*, v. 112, p. 450-460. 2014.

MEZZASALMA, M.; ANDREONE, F.; GLAW, F.; PETRACCIOLI, A.; ODIERNA, G.; GUARINO, F. M. A karyological study of three typhlopoid species with some inferences on chromosome evolution in blindsnakes (Scolecophidia). *Zoologischer Anzeiger - A Journal of Comparative Zoology*, v. 264, p. 34-40. 2016.

OGUIURA, N.; FERRAREZZI, H.; BATISTIC, R. F. Cytogenetics and Molecular Data in Snakes: A Phylogenetic Approach. *Cytogenet Genome Research*, v. 127, p. 128-142. 2009.

OLMO, E. Trends in the evolution of reptilian chromosomes. *Integrative and Comparative Biology*, v. 48, n. 4, p. 486-493. 2008.

PARKASH, O. e KOUR, G. Karyology of four Indian snakes. *Caryologia*, v. 58, n. 4, p. 380-386. 2005.

PINTHONG, K.; TANOMTONG, A.; GETLEKHA2, N.; SANGPADEE, W.; SANGPAKDEE, K.; SANOAMUANG, L. First Cytogenetic Study of Puff-Faced Water Snake, *Homalopsis buccata* (Squamata, Colubridae) by Conventional Staining, Ag-NOR Banding and GTG-Banding Techniques. *Cytologia*, v. 78, n. 2, p. 141-150. 2013.

PORTER, C. A.; HAIDUK, M. W.; QUEIROZ, K. Evolution and Phylogenetic Significance of Ribosomal Gene Location in Chromosomes of Squamate Reptiles. *Copeia*, v. 1994, n. 2, p. 302-313. 1994.

PYRON, R.A., BURBRINK, F.T., WIENS, J.J. A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. *BMC Evolutionary Biology*, p. 13-93. 2013.

ROVATSOS, M.; ALTMANOVÁ, M.; JOHNSON POKORNÁ, M.; AUGSTENOVÁ, B.; KRATOCHVÍL, L. Cytogenetics of the Javan file snake (*Acrochordus javanicus*) and the evolution of snake sex chromosomes. *WILEY Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*. p. 1-9. 2017.

ROVATSOS, M.; POKORNÁ, M. J.; KRATOCHVÍL, L. Differentiation of Sex Chromosomes and Karyotype Characterisation in the Dragonsnake *Xenodermus javanicus* (Squamata: Xenodermatidae). *Cytogenet Genome Research*, v. 147, n. 1, p. 48-54. 2015.

SERAFIM, H.; PECCININI-SEALE, D. M.; BATISTIC, R. F. Estudo cariotípico de duas espécies brasileiras do gênero *Micrurus* (Ophidia: Elapidae). *Biota Neotropica*, v. 7, n. 1, p. 75-80. 2007.

SILVA, C. C. A. História natural e análise citogenética de *Micrurus frontalis* (Duméril, Bibron e Duméril, 1854) (Serpentes: Elapidae). Dissertação apresentada a Universidade Federal de Viçosa para obtenção do título de Magister Scientiae. 2014.

SINGH, L. Evolution of karyotypes of snakes. *Chromosoma*, v. 38, p. 185–236. 1972.

SINGH, L.; PURDOM, I. F.; JONES, K. W. Satellite DNA and Evolution of Sex Chromosomes. *Chromosoma (Berl)*, v. 59, p. 43-62. 1976.

SINGH, L.; PURDOM, I. F.; JONES, K. W. Sex Chromosome Associated Satellite DNA: Evolution and Conservation. *Chromosoma (Berl)*, v. 79, p. 137-157. 1980.

SINGH, L.; SHARMA, T.; RAY-CHAUDHURI. Chromosomes and the elassification of the snakes of the family Boidae. *Cytogenetics*, v. 7, p. 161-168. 1968.

SOLÓRZANO, A.; GUTIÉRREZ, J. M.; CERDAS, L. *Bothrops ophryomegas* Bocourt (Serpentes: Viperidae) em Costa Rica: distribución, lepidosis, variación sexual y cariótipo. *Revista de Biología Tropical*, v. 36, n. 2A, p. 187-190. 1988.

TORIBA, M. Karyotypes of Japanese Species of the Genus *Trimeresurus*. *Japanese Journal of Herpetology*, v. 13, n. 1, p. 10-14. 1989.

TRINCO, L. A. e SMITH, H. M. The Karyology of Ophidians: A Review. *Transactions of the Kansas Academy of Science*, v. 74, n. 2, p. 138-146. 1971.

VIANA, P. F. Citogenética clássica e molecular de espécies neotropicais de serpentes da família Boidae (Gray, 1825). Dissertação apresentada ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia para obtenção do título de Mestre em Genética, Conservação e Biologia Evolutiva. 2015.

VIANA, P. F.; RIBEIRO, L. B.; SOUZA, G. M.; CHALKIDIS, H. M.; GROSS, M. C.; FELDBERG, E. Is the Karyotype of Neotropical Boid Snakes Really Conserved? Cytotaxonomy, Chromosomal Rearrangements and Karyotype Organization in the Boidae Family. *PLOS ONE*, p. 1-16. 2016.

YOSIDA, T. H. e TORIBA, M. Chromosome Evolution and Speciation of Reptiles. I - Karyotype of the Japanese Mamushi, *Agkistrodon blomhofjii blomhofjii* (Viperidae, Crotalinae) with Special Regard to the Sex Chromosomes. *Procedimentos da Academia do Japão*, v. 62, n. 1, ser. B, p. 13-16. 1986a.

YOSIDA, T. H. e TORIBA, M. Chromosome Evolution and Speciation of Reptiles. II - A Comparative Study on Karyotypes of the Chinese Mamushi (*Agkistrodon blomhoffii brevicaudus*) and the Ussuri Mamushi (*A. ussuriensis*) (Viperidae, Crotalinae)*. Procedimentos da Academia do Japão, v. 62, n. 1, ser. B, p. 17-10. 1986b.

LEGENDAS DE FIGURAS

Figura 1: Figura extraída Mezzasalma *et al.* (2014) representando hipótese sobre a origem e diversificação cariotípica encontrada em Pseudoxyrhophiinae.

TABELAS

Tabela 1: Lista de espécies cariotipadas. 2n= Número diploide; M= Macrocromossomo; m= Microcromossomo; Het.= Heteromorfismo morfológico no cromossomo sexual; ♂= Macho; ♀= Fêmea; (*)= Relatado no artigo descrito com nome diferente; (**)= Espécie descrita com o número triploide; (-)= Não encontrado.

FAMÍLIA Espécie	2n (M + m)	Sexo estudado	Het.	Referências
ACROCHORDIDAE				
<i>Acrochordus javanicus</i>	34 (16 + 18)	♂ + ♀	Fêmea	Rovatsos et al. (2017)
BOIDAE				
<i>Boa constrictor amarali</i>	36 (16 + 20)	♂ + ♀	-	Beçak et al. (1962); Beçak et al. (1963); Beçak et al. (1964); Beçak (1965); Viana et al. (2016)
<i>Boa constrictor constrictor</i>	36 (16 + 20)	♂ + ♀	-	Beçak (1965); Viana et al. (2016)
<i>Boa constrictor occidentalis</i>	36 (16 + 20)	♂		Viana et al. (2016)
<i>Corallus caninus</i>	44 (24+20)	♂		Beçak (1965)
<i>Corallus hortulanus</i>	39/40 (21 (+1) + 18)	♂ + ♀	-	Viana et al. (2016)
<i>Epicrates assisi</i>	36 (16 + 20)	♂ + ♀	-	Viana et al. (2016)

Continuação...

<i>Epicrates cenchria</i>	36 (16 + 20)	♂ + ♀	-	Viana et al. (2016)
<i>Epicrates crassus</i> * ¹	36 (16 + 20)	♂ + ♀	-	Beçak et al. (1964); Beçak (1965); Viana et al. (2016)
<i>Eryx conicus</i>	34 (16 + 18)	♂ + ♀	-	Parkash e Kour (2005); Singh (1972)
<i>Eryx johnii</i>	34 (16 + 18)	♂ + ♀	-	Singh et al. (1968)
<i>Eunectes murinus</i>	36 (16 + 20)	♂ + ♀	-	Beçak (1965); Viana et al. (2016)
<i>Eunectes notaeus</i>	36 (16 + 20)	♀	-	Viana et al. (2016)
COLUBRIDAE				
<i>Amphiesma stolum</i> * ²	36 (14 + 22)	♂		Singh (1972)
<i>Argyrogena fasciolata</i> * ³	36 (16 + 20)	♂ + ♀	Fêmea	Singh (1972)
<i>Arizona elegans</i>	36 (16 + 20)	♂ + ♀	Fêmea	Baker et al. (1972)
<i>Bogertophis subocularis</i> * ⁴	40 (18 + 22)	♂ + ♀	Fêmea	Baker et al. (1971); Baker et al. (1972)
<i>Boiga forsteni</i>	36 (18 + 18)	♂ + ♀	Fêmea	Singh (1972)
<i>Boiga trigonata</i>	36	♂ + ♀	Fêmea	Singh (1972)

¹ *Epicrates cenchria crassus*

² *Natrix stolata*

³ *Coluber fasciolatus*

⁴ *Elaphe subocularis*

Continuação...

<i>Boiruna maculata</i> * ⁵	50 (14 + 36)	♂ + ♀	Fêmea	Beçak et al. (1964); Beçak (1965)
<i>Chironius bicarinatus</i>	36 (16 + 20)	♂ + ♀	Fêmea	Beçak (1965)
<i>Clelia plumbea</i>	50 (14 + 36)	♂ + ♀	Fêmea	Beçak et al. (1975)
<i>Coelognathus radiatus</i> * ⁶	30	♀	Fêmea	Singh et al. (1980)
<i>Coluber constrictor</i>	36 (16 + 20)	♀		Baker et al. (1972)
<i>Drymarchon corais</i>	36 (16 + 20)	♂ + ♀	Fêmea	Beçak (1965)
<i>Drymarchon couperi</i> * ⁷	36			Beçak et al. (1964)
<i>Drymobius margaritiferus</i>	36 (16 + 20)	♂		Gutiérrez et al. (1984)
<i>Elaphe climacophora</i>	36 (16 + 20)	♂ + ♀	Fêmea	Beçak et al. (1975)
<i>Elaphe quadrivirgata</i>	36 (16 + 20)	♀	Fêmea	Matsubara et al. (2006)
<i>Erythrolamprus aesculapii</i>	28 (20 + 8)	♂ + ♀		Beçak e Beçak (1969); Beçak et al. (1975)
<i>Erythrolamprus bizonus</i>	28	♀	Fêmea	Gutiérrez et al. (1984)
<i>Heterodon nasicus</i>	36 (16 + 20)	♂ + ♀	Fêmea	Baker et al. (1972)

⁵ *Clelia occipitolutea*

⁶ *Elaphe radiata*

⁷ *Drymarchon corais couperi*

Continuação...

<i>Hydrodynastes bicinctus</i>	24 (16 + 8)	♂ + ♀	Fêmea	Beçak e Beçak (1969); Beçak et al. (1975)
<i>Hydrodynastes gigas</i>	24 (16 + 8)	♂		Beçak e Beçak (1969)
<i>Imantodes cenchoa</i>	36 (16 + 20)	♀	Fêmea	Gutiérrez et al. (1984)
<i>Lampropeltis calligaster</i>	36 (16 + 20)	♀	-	Baker et al. (1972)
<i>Lampropeltis getula</i> * ⁸	36 (16 + 20)	♂ + ♀	-	Baker et al. (1972)
<i>Lampropeltis mexicana</i>	36 (16 + 20)	♂	-	Baker et al. (1972)
<i>Liophis almadensis</i> * ⁹	38	♂ + ♀	Fêmea	Beçak et al. (1975)
<i>Liophis epinephelus</i> * ¹⁰	28	♂		Gutiérrez et al. (1984)
<i>Liophis miliaris</i>	28 (28 + 0)	♀	Fêmea	Beçak e Beçak (1969)
<i>Lycodon aulicus</i> .	36 (16 + 20)	♂ + ♀	Fêmea	Singh (1972)
<i>Lygophis anomalus</i>	34 (16 + 18)	♂ + ♀	Fêmea	Falcione et al. (2016)
<i>Lygophis dilepis</i>	34 (16 + 18)	♂ + ♀	Fêmea	Falcione et al. (2016)
<i>Lygophis flavifrenatus</i>	34 (16 + 18)	♂		Falcione et al. (2016)
<i>Lygophis meridionalis</i>	34 (16 + 18)	♀	Fêmea	Falcione et al. (2016)

⁸ *Lampropeltis getulus*

⁹ *Dromicus almadensis*

¹⁰ *Leimadophis epinephalus*

Continuação...

<i>Masticophis flagellum</i>	36 (16 + 20)	♂ + ♀	Fêmea	Baker et al. (1972)
<i>Masticophis taeniatus</i>	36 (16 + 20)	♀	Fêmea	Baker et al. (1972)
<i>Mastigodryas bifossatus</i> * ¹¹	36 (16 + 20)	♂ + ♀	Fêmea	Beçak (1965)
<i>Nerodia erythrogaster</i> * ¹²	36 (32 + 4)	♂ + ♀		Baker et al. (1972)
<i>Nerodia harteri</i> * ¹³	36 (34 + 2)	♂ + ♀	Fêmea	Baker et al. (1972)
<i>Nerodia rhombifer</i> * ¹⁴	36 (34 + 2)	♂ + ♀	-	Baker et al. (1972)
<i>Oxyrhopus petolarius</i>	46 (16 + 30)	♀	Fêmea	Beçak e Beçak (1969)
<i>Pantherophis guttatus</i> * ¹⁵	36 (16 + 20)	♂ + ♀	Fêmea	Baker et al. (1971); Baker et al. (1972)
<i>Pantherophis obsoletus</i> * ¹⁶	36 (16 + 20)	♂ + ♀	Fêmea	Baker et al. (1972)
<i>Philodryas olfersii olfersii</i>	36 (16 + 20)	♂ + ♀	Fêmea	Beçak (1965)
<i>Phyllodryas aestivus</i>	36 (16 + 20)	♂		Beçak e Beçak (1969)
<i>Phyllodryas patagoniensis</i>	36 (16 + 20)	♀	Fêmea	Beçak e Beçak (1969); Beçak et al. (1975)

¹¹ *Drymobius bifossatus*

¹² *Natrix erythrogaster*

¹³ *Natrix harteri*

¹⁴ *Natrix rhombifera*

¹⁵ *Elaphe guttata*

¹⁶ *Elaphe obsoleta*

Continuação...

<i>Phyllorhynchus decurtatus</i>	36 (16 + 20)	♂		Baker et al. (1972)
<i>Pituophis melanoleucus</i>	36 (16 + 20)	♂		Baker et al. (1972)
<i>Pseudoboa nigra</i>	50 (14 + 36)	♂ + ♀	Fêmea	Beçak et al. (1975)
<i>Ptyas mucosa</i> * ¹⁷	34 (16 + 18)	♀	Fêmea	Singh (1972); Singh et al. (1976)
<i>Rhachidelus brazili</i>	50 (14 + 36)	♂ + ♀	Fêmea	Beçak et al. (1975)
<i>Salvadora grahamiae</i>	36 (16 + 20)	♂ + ♀		Baker et al. (1972)
<i>Spilotes pullatus</i>	36 (16 + 20)	♂ + ♀	Fêmea	Beçak et al. (1964); Beçak (1965)
<i>Spilotes sulphureus</i>	38 (18 + 20)	♀	-	Beçak e Beçak (1969)
<i>Storeria dekayi</i>	36 (36 + 0)	♂ + ♀		Baker et al. (1972)
<i>Thamnodynastes pallidus</i>	34 (20 + 14)	♀	Fêmea	Beçak e Beçak (1969)
<i>Thamnodynastes strigatus</i>	32 (18 + 14)	♀	Fêmea	Beçak e Beçak (1969)
<i>Thamnophis couchii</i>	36 (34 + 2)	♂ + ♀	-	Baker et al. (1972)
<i>Thamnophis cyrtopsis</i>	36 (34 + 2)	♀	-	Baker et al. (1972)
<i>Thamnophis elegans</i>	36 (34 + 2)	♂ + ♀	-	Baker et al. (1972)
<i>Thamnophis marcianus</i>	36 (34 + 2)	♂ + ♀	Fêmea	Baker et al. (1972)

¹⁷ *Ptyas mucosus*

Continuação...

<i>Thamnophis proximus</i>	36 (34 + 2)	♀	Fêmea	Baker et al. (1972)
<i>Thamnophis radix</i>	36 (36 + 0)	♀	Fêmea	Baker et al. (1972)
<i>Thamnophis rufipunctatus</i>	36 (34 + 2)	♂		Baker et al. (1972)
<i>Thamnophis sirtalis</i>	36 (34 + 2)	♀	-	Baker et al. (1972)
<i>Tomodon dorsatus</i>	32 (18 + 14)	♀	Fêmea	Beçak e Beçak (1969)
<i>Tropidodryas serra</i> * ¹⁸	28 (20 + 8)	♀	Fêmea	Beçak e Beçak (1969)
<i>Xenodon merremi</i>	30 (16 + 14)	♂ + ♀	Fêmea	Beçak et al. (1964); Beçak (1965)
<i>Xenodon neuwiedii</i>	30 (16 + 14)	♀	Fêmea	Beçak e Beçak (1969)
<i>Xenodon rabdocephalus</i>	34 (22 + 12)	♀	Fêmea	Gutiérrez et al. (1984)

ELAPIDAE

<i>Bungarus walli</i>	36 (22+14)	♀	Fêmea	Singh et al. (1980)
<i>Chitulia ornata</i> * ¹⁹	32 (14 + 18)	♂ + ♀	-	Singh (1972)
<i>Hydrophis fasciatus</i> * ²⁰	35 (17 + 18)	♀	Fêmea	Singh (1972)
<i>Hydrophis spiralis</i>	32 (14 + 18)	♀	Fêmea	Singh (1972)

¹⁸ *Philodryas serra*

¹⁹ *Hydrophis ornatus ornatus*

²⁰ *Hydrophis fasciatus*

Continuação...

<i>Leioselasma cyanocincta</i> * ²¹	33 (15 + 18)	♀	-	Singh (1972)
<i>Microcephalophis gracilis</i>	35 (17 + 18)	♀	Fêmea	Singh (1972)
<i>Micrurus alleni</i>	34 (20 + 14)	♂		Gutiérrez et al. (1988)
<i>Micrurus brown</i>	26 (16 + 10)	♂		Gutiérrez et al. (1988)
<i>Micrurus corallinus</i>	40 (20 + 20)	♂		Serafim et al. (2007)
<i>Micrurus diastema</i>	30 (14 + 16)	♀	Fêmea	Gutiérrez et al. (1988)
<i>Micrurus elegans</i>	30 (16 + 14)	♂		Gutiérrez et al. (1988)
<i>Micrurus frontalis</i>	42 (22 + 20)	♂ + ♀	Fêmea	Silva (2014)
<i>Micrurus hippocrepis</i>	30 (14 + 16)	♂		Gutiérrez et al. (1988)
<i>Micrurus ibiboboca</i>	42 (22 + 20)	♂		Serafim et al. (2007)
<i>Micrurus lemniscatus carvalhoi</i>	42 (22 + 20)	♂		Beçak e Beçak (1969)
<i>Micrurus mipartitus</i>	34 (14 + 20)	♂		Gutiérrez e Bolaños (1979)
<i>Micrurus mosquitensis</i>	30 (16 + 14)	♂ + ♀	Fêmea	Gutiérrez e Bolaños (1981); Gutiérrez e Bolaños (1979)
<i>Micrurus nigrocinctus</i>	26 (16 + 10)	♀	Fêmea	Gutiérrez e Bolaños (1981); Gutiérrez e Bolaños (1979)

²¹ *Hydrophis cyanocinctus*

Continuação...

<i>Micrurus ruatanus</i>	26 (16 + 10)	♀	Fêmea	Luykx et al. (1992)
<i>Micrurus surinamensis</i>	38 (18 + 20)	♂		Gutiérrez et al. (1988)
<i>Naja kaouthia</i>	38 (16 + 22)	♂ + ♀	Fêmea	Singh (1972)
<i>Naja naja</i>	38 (16 + 22)	♀	Fêmea	Parkash e Kour (2005); Singh (1972)
<i>Naja oxiana</i> ^{*22}	38 (16 + 22)	♀	Fêmea	Singh et al. (1980)
HOMALOPSIDAE				
<i>Cerberus rynchops</i>	36 (16 + 20)	♂ + ♀	Fêmea	Singh (1972)
<i>Gerarda prevostiana</i>	36 (16 + 20)	♀	Fêmea	Singh (1972)
<i>Homalopsis buccata</i>	36 (18 + 20)	♂ + ♀	Fêmea	Pinthong et al. (2013)
LAMPROPHIIDAE				
<i>Compsophis laphystius</i>	44 (22 + 22)	♂ + ♀	Fêmea	Mezzasalma et al. (2014)
<i>Leioheterodon geayi</i>	46 (22 + 24)	♀	Fêmea	Mezzasalma et al. (2014)
<i>Liophidium rhodogaster</i>	34 (14 + 20)	♀	Fêmea	Mezzasalma et al. (2014)
<i>Liophidium torquatum</i>	36 (14 + 22)	♂		Mezzasalma et al. (2014)
<i>Lycodryas inopinae</i>	28 (10 + 18)	♂		Mezzasalma et al. (2014)

²² *Naja naja oxiana*

Continuação...

<i>Madagascarophis colubrinus</i>	34 (16 + 18)	♂		Mezzasalma et al. (2014)
<i>Madagascarophis meridionalis</i>	36 (18 + 18)	♂ + ♀	Fêmea	Mezzasalma et al. (2014)
<i>Mimophis mahfalensis</i>	44 (24 + 20)	♀	Fêmea	Aprea et al. (2003)
<i>Phisalixella variabilis</i>	36 (12 + 24)	♀	Fêmea	Mezzasalma et al. (2014)
<i>Thamnosophis epistibes</i>	44 (22 + 22)	♀	Fêmea	Mezzasalma et al. (2014)
<i>Thamnosophis infrasignatus</i>	44 (22 + 22)	♀	Fêmea	Mezzasalma et al. (2014)
PYTHONIDAE				
<i>Python bivittatus</i> * ²³	36 (16 + 20)	♀	-	Matsubara et al. (2006)
<i>Python molurus</i>	36 (16 + 20)	♀	-	Singh et al. (1968)
<i>Python reticulatus</i>	36 (16 + 20)	♀		Singh et al. (1976)
TYPHLOPIDAE				
<i>Indotyphlops braminus</i>	42**	♀		Mezzasalma et al. (2016)
<i>Madatyphlops arenarius</i>	36 (16 + 20)	♂		Mezzasalma et al. (2016)
<i>Typhlops brongersmianus</i>	34 (16 + 18)	♂		Garcia e Hernando (2007)
<i>Xerotyphlops vermicularis</i>	32 (16 + 16)	♂ + ♀		Mezzasalma et al. (2016)
VIPERIDAE				
<i>Agkistrodon bilineatus</i>	36 (16 + 20)	♀	Fêmea	Baker et al. (1972)
<i>Agkistrodon contortrix</i>	36 (16 + 20)	♂ + ♀	Fêmea	Baker et al. (1972)

²³ *Python molurus bivittatus*

Continuação...

<i>Agkistrodon piscivorus</i>	36 (16 + 20)	♂ + ♀	Fêmea	Baker et al. (1972)
<i>Bothrops alternatus</i>	36 (16 + 20)	♀	Fêmea	Beçak (1965)
<i>Bothrops atrox</i>	36 (16 + 20)	♂ + ♀	Fêmea	Beçak (1965); Beçak et al. (1964)
<i>Bothrops insularis</i>	36 (16 + 20)	♂		Beçak (1965)
<i>Bothrops jararaca</i>	36 (16 + 20)	♂ + ♀	Fêmea	Beçak e Beçak (1981); Beçak (1965); Beçak et al. (1964); Beçak et al. (1962)
<i>Bothrops jararacussu</i>	36 (16 + 20)	♂ + ♀	Fêmea	Beçak (1965)
<i>Bothrops leucurus</i> * ²⁴	36 (16 + 20)	♀	Fêmea	Beçak (1965)
<i>Bothrops ophiomelas</i>	36 (16 + 20)	♀	Fêmea	Solórzano et al. (1988)
<i>Calloselasma rhodostoma</i>	36 (16 + 20)	♀	Fêmea	Porter et al. (1994)
<i>Cerastes vipera</i>	36 (16 + 20)	♂ + ♀	-	Apra et al. (2006)
<i>Crotalus atrox</i>	36 (16 + 20)	♂ + ♀	Fêmea	Baker et al. (1972)
<i>Crotalus basiliscus</i>	36 (16 + 20)	♀	Fêmea	Baker et al. (1972)
<i>Crotalus durissus</i>	36 (16 + 20)	♀	Fêmea	Beçak (1965)
<i>Crotalus horridus</i>	36 (16 + 20)	♀	Fêmea	Baker et al. (1972)

²⁴ *Bothrops pradoi*

Continuação...

<i>Crotalus lepidus</i>	36 (16 + 20)	♂ + ♀	Fêmea	Baker et al. (1972)
<i>Crotalus molossus</i>	36 (16 + 20)	♂ + ♀	Fêmea	Baker et al. (1971); Baker et al. (1972)
<i>Crotalus scutulatus</i>	36 (16 + 20)	♂		Baker et al. (1972)
<i>Crotalus viridis</i>	36 (16 + 20)	♂ + ♀	Fêmea	Baker et al. (1972)
<i>Daboia russelii</i> * ²⁵	36 (16 + 20)	♀	Fêmea	Parkash e Kour (2005)
<i>Echis carinatus</i>	36 (16 + 20)	♀	Fêmea	Parkash e Kour (2005); Singh (1972)
<i>Gloydius blomhoffii</i> * ²⁶	36 (16 + 20)	♂ + ♀	Fêmea	Yosida e Toriba (1986a)
<i>Gloydius intermedius</i> * ²⁷	36 (16 + 20)	♀	Fêmea	Porter et al. (1994)
<i>Gloydius ussuriensis</i> * ²⁸	36 (16 + 20)	♀	Fêmea	Yosida e Toriba (1986b)
<i>Lachesis muta</i>	36 (16 + 20)	♀	Fêmea	Beçak e Beçak (1969)
<i>Ovophis okinavensis</i>	36 (16 + 20)	♀	Fêmea	Toriba (1989)
<i>Protobothrops elegans</i> * ²⁹	36 (16 + 20)	♀	Fêmea	Toriba (1989)
<i>Protobothrops flavoviridis</i> * ³⁰	36 (16 + 20)	♂ + ♀	Fêmea	Toriba (1989); Matsubara et al. (2006)

²⁵ *Vipera russelli*

²⁶ *Agkistrodon blomhoffii*

²⁷ *Agkistrodon intermedius*

²⁸ *Agkistrodon ussuriensis*

²⁹ *Trimeresurus elegans*

³⁰ *Trimeresurus flavoviridis*

Continuação...

<i>Protobothrops tokarensis</i> * ³¹	36 (16 + 20)	♀	Fêmea	Toriba (1989)
<i>Sistrurus catenatus</i>	36 (16 + 20)	♂		Baker et al. (1972)
<i>Vipera aspis</i>	42 (22 + 20)	♀	Fêmea	Apra et al. (2006)
<i>Vipera atra</i>	42 (22 + 20)	♀	Fêmea	Apra et al. (2006)
<i>Vipera hugyi</i>	42 (22 + 20)	♂		Apra et al. (2006)
XENODERMIDAE				
<i>Xenodermus javanicus</i>	32 (14 + 18)	♂ + ♀	Fêmea	Rovatsos et al. (2015)
XENOPELTIDAE				
<i>Xenopeltis unicolor</i>	36 (16 + 20)	♀	Fêmea	Singh et al. (1976)

³¹ *Trimeresurus tokarensis*

FIGURAS

Figura 1:

